OBSERVATION D'UN CAS DE PACHYOSTOSE CHEZ UN CLUPEIDAE FOSSILE DU MIOCENE TERMINAL DE L'OUEST ALGÉRIEN, SARDINA ? CRASSA (SAUVAGE, 1873)

par

Jean GAUDANT (1) et François J. MEUNIER (2)

RÉSUMÉ. - Les os pachyostosés de Sardina ? crassa (Sauvage, 1873) (Clupeidae fossile du Miocène terminal de l'ouest algérien) montrent un important développement d'os vascularisé cellulaire résultant d'une accélération des processus d'ostéogenèse. Ce premier cas de pachyostose décrit chez un Clupéiforme est comparé à celle qui affecte deux autres espèces de taille similaire provenant de gisements évaporitiques messiniens. Parmi les facteurs susceptibles d'entraîner le développement de ces pachyostoses, les caractéristiques de la salinité du milieu aquatique où vivaient les poissons pourraient avoir joué un rôle déterminant.

ABSTRACT. - Pachyostosis in a fossil Clupeid from the Late Miocene of Western Algeria, Sardina? crassa (Sauvage, 1873).

The pachyostotic bones of Sardina? crassa (Sauvage, 1873) (a fossil clupeid from the Late Miocene of Western Algeria) show an important development of cellular vascularized bone resulting of an acceleration of osteogenic processes. This first case of pachyostosis in a clupeiform fish is compared to the pachyostosis that affects two other species of the same length in evaporitic Messinian sediments. Among factors that could induce this pachyostosis, the salinity of the aquatic environment is favoured.

Mots-clés. - Clupeidae, Gobiidae, Cyprinodontidae, Miocene, Algeria, Bone, Pachyostosis.

Chez les Téléostéens fossiles, des cas de pachyostose ont été décrits dans quelques familles marines: Carangidae (Fierstine, 1968), Sciaenidae (Swift et Wing, 1968), Ephippidae (Tiffany et al., 1980), Cyprinodontidae (Meunier et Gaudant, 1987) et Tetraodontidae (Tyler et al., 1992), les exemples étant plus nombreux dans les gisements archéologiques (Konnerth, 1966; Driesch, 1994). Par ailleurs, une étude récente suggère que les hyperostoses décrites dans des phosphorites pliocènes du nord de la Tanzanie pourraient concerner des vertèbres de Cichlidae (Schlüter et al., 1992), famille d'eaux douce et saumâtre.

Chez les espèces actuelles, des cas sont connus dans un très grand nombre de taxa appartenant, pour la très grande majorité d'entre eux, à des familles évoluées de téléostéens marins (Köstler, 1882; Korschelt, 1940; Breder, 1952; Konnerth, 1966; Desse et al., 1981; Driesch, 1994; Smith-Vaniz et al., 1995) dont le squelette est constitué d'os acellulaire (Meunier et Desse, 1986, 1994). Quelques cas de pachyostose ont également

⁽¹⁾ CNRS URA 1761, 17 rue du Docteur Magnan, 75013 Paris, FRANCE.

⁽²⁾ Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, et Équipe de Recherche "Formations Squelettiques", CNRS URA 1134, Université D. Diderot, case 7077, 2 place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05, FRANCE.

été signalés chez diverses espèces de poissons-chats marins de la famille des Ariidae appartenant au genre Bagre (Cooke, 1993; Béarez et Meunier, obs. non publiées).

Les divers cas de pachyostose décrits chez les poissons concernent des espèces d'assez grande taille, en général de plusieurs dizaines de centimètres. En contrepoint à cette remarque, le développement systématique d'un phénomène de pachyostose affectant l'ensemble du squelette chez une petite espèce, Aphanius crassicaudus (Agassiz, 1832) (Gaudant, 1979a), du Miocène terminal du bassin méditerranéen et d'une taille adulte maximale ne dépassant pas 90 mm (60 mm dans le gisement espagnol de Sorbas d'où provenait le matériel étudié), avait attiré notre attention (Meunier et Gaudant, 1987). Cela venait compliquer quelque peu la question de l'origine du phénomène hyperostosant chez les Téléostéens. Chez ce fossile, la pachyostose est le résultat d'une intensification de l'ostéogenèse conduisant à la formation d'un os acellulaire dépourvu de toute vascularisation, contrairement au cas général où l'hyperactivité ostéogénitrice s'accompagne d'une importante vascularisation primaire et/ou secondaire de l'os (Bhatt et Murti, 1960; Desse et al., 1981; Meunier et Desse, 1986, 1994; Gauldie et Czochanska, 1990). La découverte récente d'éléments squelettiques pachyostosés chez des poissons de petite taille, Sardina ? crassa (Sauvage, 1873), appartenant à la famille des Clupeidae, classiquement connue comme possédant un os cellulaire (Moss, 1961), nous a paru particulièrement intéressante à étudier d'un point de vue histologique, dans la mesure où, à notre connaissance, aucun autre cas n'a jamais été ni décrit ni signalé dans cette famille de Téléostéens.

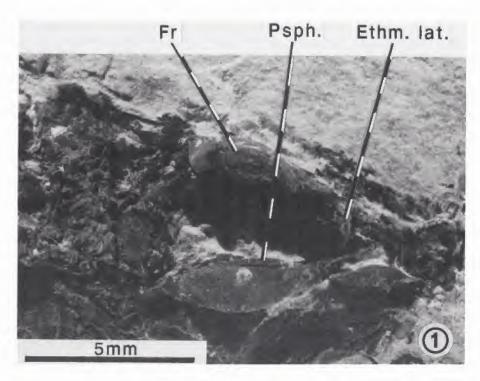
MATERIEL ET METHODES

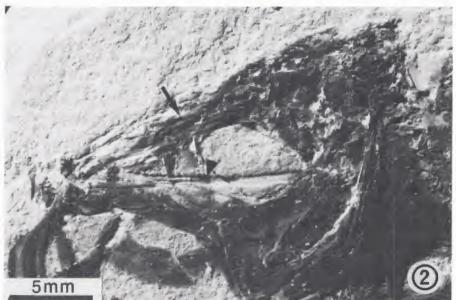
Matériel

Le matériel pachyostosé de Sardina? crassa (Sauvage, 1873) provient d'un niveau de laminites diatomitiques d'âge messinien (Miocène terminal) qui affleure dans le massif du Djebel Murdjadjo, à une dizaine de kilomètres à l'ouest d'Oran (Algérie), à proximité de l'ancienne "Ferme Giraud". L'ensemble de l'ichtyofaune recueillie dans ce gisement fait par ailleurs l'objet d'une étude détaillée (Gaudant et al., sous presse). Cette faune comporte une seconde espèce, Gobius aidouri Arambourg, 1927, qui montre également des traces de pachyostose affectant principalement la colonne vertébrale.

Fig. 1. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Neurocrâne pachyostosé du spécimen MNHN.P. - MAC 40 du Messinien diatomitique de la "Ferme Giraud", Djebel Murdjadjo, environs d'Oran (Algérie). Le frontal (Fr) et le parasphénoïde (Psph.) sont très fortement pachyostosés sur cet individu de 61 mm de longueur standard; (Ethm. lat. = ethmoïde latéral). [Pachyostotic neurocranium of specimen MNHN.P. - MAC 40 from the diatomitic Messinian of "Ferme Giraud", Djebel Murdjadjo, surroundings of Oran (Algeria). The frontal (Fr) and the parasphenoid (Psph.) are strongly pachyostotic in this 61 mm standard length specimen; (Ethm. lat. = lateral ethmoid.)

Fig. 2. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Neurocrâne d'un spécimen normal de la collection L. Geslin, du Messinien diatomitique de la carrière du "Ravin Blanc", dans le quartier Gambetta à Oran (Algérie). Le frontal (flèche) et le parasphénoïde (tête de flèche) ne sont pas hypertrophiés. La longueur standard de ce fossile incomplet était voisine de 105 mm. [Neurocranium of a normal specimen (L. Geslin's collection) from the diatomitic Messinian of "Ravin Blanc" quarry, Gambetta's district in Oran (Algeria). The frontal (arrow) and the parasphenoid (arrowhead) are not hypertrophied. This incomplete fossil was near 105 mm standard length.]





Dans un but comparatif, du matériel a été également prélevé sur deux autres espèces pachyostosées de taille équivalente. Il s'agit tout d'abord d'un autre Gobiidae, *Gobius ignotus* Gaudant, 1978, des marnes évaporitiques messiniennes de Cherasco (Piémont) dont les vertèbres et les côtes pleurales de certains individus présentent une pachyostose extrêmement accusée. L'autre espèce examinée, *Aphanius crassicaudus*, est un Cyprinodontidae dont un matériel provenant du Messinien évaporítique de Sorbas (Andalousie, Espagne) avait été étudié dans un précédent travail auquel on pourra se référer pour plus de détails (Meunier et Gaudant, 1987).

Méthodes

Un parasphénoïde normal et un autre pachyostosé sont prélevés sur Sardina? crassa et une côte, une vertèbre et une neurépine sur Gobius ignotus. Ces différentes pièces squelettiques sont incluses dans du stratyl (Chronolite 2195). Des coupes transversales (200 µm d'épaisseur environ) sont faites avec une tronçonneuse à disque diamanté (Isomet) puis amincies avec des abrasifs de grain décroissant et polies sur velours pour obtenir des sections d'une épaisseur définitive comprise entre 50 et 80 µm. Ces préparations sont observées au microscope en lumière transmise normale et polarisée.

Pour Aphanius crassicaudus, les pièces pachyostosées étudiées sont des vertèbres, des côtes et des épipleuraux. Ce matériel avait été comparé avec des éléments squelettiques d'une espèce voisine actuelle Aphanius dispar (Rüppell, 1828) (Meunier et Gaudant, 1987).

RESULTATS

Morphologie

En dépit de la taille relativement faible des représentants de l'espèce Sardina? crassa provenant du gisement nouveau du Djebel Murdjadjo (longueurs standard comprises entre 33 et 64 mm), pratiquement tous les spécimens étudiés sont caractérisés par une pachyostose affectant le neurocrâne (Fig. 1), comme le montrent notamment les individus MNHN.P. - MAC 25 et - MAC 36, conservés à Paris, au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle. Cette information est d'autant plus significative que, dans le gisement messinien marin du Ravin Blanc, situé à Oran dans le quartier Gambetta, nous n'avons observé aucune trace de pachyostose (Fig. 2) sur les individus de

Fig. 3. - Gobius aïdouri Arambourg, 1927. Vertèbres postabdominales pachyostosées du spécimen MNHN.P. - MAC 2_D du Messinien diatomitique de la "Ferme Giraud", Djebel Murdjadjo, environs d'Oran (Algérie). [Pachyostotic postabdominal vertebrae of the MNHN.P. - MAC 2_D specimen from the diatomitic Messinian of "Ferme Giraud", Djebel Murdjadjo, surroundings of Oran (Algeria).]

Fig. 4. - Gobius ignotus Gaudant, 1978. Vertèbres postabdominales et caudales faiblement pachyostosées du spécimen CH 20 du Messinien évaporitique de Cherasco (Piémont, Italie), conservé dans les collections paléontologiques du Museo civico "F. Eusebio" d'Alba (Italie). [Weakly pachyostotic postabdominal and caudal vertebrae of specimen CH 20, from the evaporitic Messinian of Cherasco (Piedmont, Italy); palaeontological collection of Museo civico "F. Eusebio", Alba, Italy.]

Fig. 5. - Gobius ignotus Gaudant, 1978. Vertèbres postabdominales et caudales très fortement pachyostosées du spécimen CH 18_A du Messinien évaporitique de Cherasco (Piémont, Italie), conservé dans les collections paléontologiques du Museo civico "F. Eusebio" d'Alba (Italie). [Strongly pachyostotic postabdominal and caudal vertebrae of specimen CH 18_A, from the evaporitic Messinian of Cherasco (Piedmont, Italy); palaeontological collection of Museo civico "F. Eusebio", Alba, Italy.]







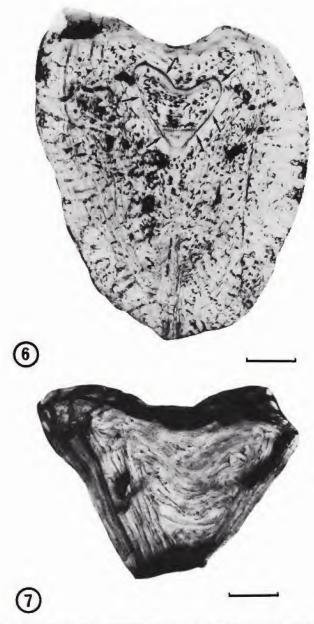


Fig. 6. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Coupe transversale d'un parasphénoïde pachyostosé. L'os s'est fortement épaissi par rapport au parasphénoïde non hyperostosé dont les contours sont nettement visibles (flèches) dans la moitié supérieure de la figure. Echelle = $200 \, \mu m$. [Transverse section of a pachyostotic parasphenoid. Bone is heavily thickened compared to a non-pachyostotic one, the outline of which is clearly seen. Bar = $200 \, \mu m$.]

Fig. 7. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Coupe transversale du parasphénoïde d'un spécimen sans pachyostose. Echelle = $100 \, \mu m$. [Transverse section of a non-pachyostotic parasphenoid. $Bar = 100 \, \mu m$.]

la même espèce récoltés par le Dr L. Geslin dans les laminites diatomitiques, alors que les longueurs standard mesurées ou estimées y varient de 73,5 à 220 mm (matériel conservé à Paris, au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle).

Sur les spécimens pachyostosés du Djebel Murdjadjo, ce phénomène affecte exclusivement le neurocrâne et plus particulièrement le frontal, l'ethmoïde latéral et le parasphénoïde et, dans une moindre mesure, l'orbitosphénoïde et le sphénotique (Fig. 1). Au contraire, chez les Gobiidae du Djebel Murdjadjo et de Cherasco, la pachyostose concerne essentiellement les vertèbres (Figs 3 à 5) qui sont plus ou moins épaissies, voire, dans certains cas, boursouflées. Bien que tous les Gobiidae récoltés à Cherasco proviennent apparemment du même niveau fossilifère, l'intensité de la pachyostose varie considérablement d'un individu à l'autre, de manière presque indépendante de leur taille. En effet, alors qu'une très forte pachyostose est observable chez deux individus de longueur standard 100 et 110 mm (ce dernier figuré Fig. 5), un autre spécimen mesurant une centaine de millimètres n'est qu'assez faiblement affecté (Fig. 4).

Histologie

Sardina? crassa

La section du parasphénoïde, qu'il soit pachyostosé ou normal, apparaît grossièrement triangulaire (Figs 6, 7). Le parasphénoïde normal est constitué d'un os cellulaire pratiquement avasculaire⁽³⁾. Des marques de croissance (annuli et zones de croissance active) traduisent les différentes étapes de l'accroissement de l'os.

En coupe transversale, le parasphénoïde pachyostosé est constitué de deux régions distinctes. Au centre de la pièce, un secteur d'os cellulaire avasculaire forme un ensemble d'aspect triangulaire (Fig. 6) qui rappelle la morphologie d'un parasphénoïde normal (Fig. 7). Cette partie ancienne du parasphénoïde est séparée du secteur pachyostosé par des lignes cimentantes bien marquées. Cette limite peut être renforcée par une légère résorption locale (Figs 8, 9). L'os du secteur pachyostosé montre de nombreux canaux vasculaires qui ont des formes plus ou moins anguleuses avec un diamètre compris entre 6 et 70 μm (Fig. 10). Des logettes ostéocytaires d'où partent des canaliculi sont nettement visibles (Fig. 12). De forme plus ou moins ovoïde, elles ont une taille de 4 x 18 μm environ. Leur orientation préférentielle est plus ou moins radiaire par rapport au centre osseux avasculaire décrit ci-dessus. Dans le parasphénoïde normal, les logettes ostéocytaires (Fig. 11), facilement reconnaissables, sont elles aussi pourvues de plusieurs canaliculi ramifiés qui abritaient, sur le vivant, des prolongements cytoplasmiques.

Dans les deux types de parasphénoïdes, on note la présence de fibres de Sharpey qui caractérisent de l'os primaire. Il y a par ailleurs peu ou pas d'os secondaire dans les secteurs pachyostosés. Les traces de remaniement ne concernent pratiquement que la région marginale de la zone initiale du parasphénoïde qui reste nettement visible (Figs 5 à 7).

Gobius ignotus

Le tissu osseux des différentes pièces pachyostosées est compact, à fibres parallèles et dépourvu d'ostéocytes (Figs 13 à 15). Les canaux vasculaires sont absents sauf dans les vertèbres où l'on en observe quelques-uns dont certains peuvent présenter localement un léger remaniement (Figs 13, 14). Cette vascularisation reste faible et n'est pas suffisante pour donner un aspect d'os spongieux aux vertèbres. Des lignes d'arrêt de croissance sont bien visibles et indiquent un processus d'accroissement cyclique des os (Fig. 15).

⁽³⁾ La nomenclature histologique utilisée est celle de Francillon-Vieillot et al., 1990.

Aphanius crassicaudus

Nous rappellerons que, chez cette espèce, le tissu pachyostosé, quelle que soit la pièce squelettique (vertèbres, côtes, épipleuraux), est constitué d'un os compact acellulaire, avasculaire à fibres parallèles, ou lamellaire (Fig. 16). Dans l'os primaire des fibres de Sharpey sont nettement visibles ainsi que de très rares massifs d'os secondaire (Fig. 16).

DISCUSSION

Chez Sardina? crassa, la pachyostose, caractérisée par un épaississement global de l'os, est le résultat d'une augmentation des processus d'ostéogenèse par rapport à l'os normal. Cette interprétation est confirmée par la présence d'os vasculaire abondant dans les os pachyostosés (Francillon-Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991); en effet, il a été confirmé chez un siluriforme que l'apparition d'os richement vascularisé est un indice d'une accélération de l'activité ostéogénitrice (Boujard et Meunier, 1991). En dehors de la différence de vascularisation, l'os qui est déposé présente les mêmes caractéristiques que l'os des animaux normaux avec, notamment, des ostéocytes. Il faut noter la pérennité du territoire primitif du parasphénoïde, contrairement à ce qui a été généralement décrit dans d'autres cas de pachyostose (Desse et al., 1981; Meunier et Desse, 1994; Smith-Vaniz et al., 1995). En effet, dans la plupart des cas, les territoires les plus anciens de l'os hyperostosé sont soumis à des remaniements importants qui contribuent à faire disparaître tout ou partie de l'os primaire. Malgré cette remarque, les processus de pachyostose chez ce Téléostéen à os cellulaire nous paraissent assez proches de ceux qui ont été décrits chez les espèces à os acellulaire (Desse et al., 1981; Gauldie et Czochanska, 1990; Meunier et Desse, 1994; Smith-Vaniz et al., 1995) excepté, bien entendu, l'absence d'ostéocytes chez ces dernières; ils sont donc nettement différents de celui qui a été observé chez Aphanius crassicaudus qui est caractérisé par l'absence de toute vascularisation (Meunier et Gaudant, 1987).

Ils diffèrent également quelque peu de ceux qui affectent, parfois très fortement, l'espèce *Gobius ignotus* dans le Messinien évaporitique (marnes gypsifères) de Cherasco (Piémont) (Gaudant, 1981, Pl. 5, fig. 5). En effet, nous avons vu que les vertèbres pachyostosées, chez cette espèce, sont constituées d'un tissu osseux compact acellulaire, pourvu de quelques canaux vasculaires dont les parois peuvent être très légèrement remaniées; en revanche, la pachyostose des côtes et des neurépines s'avère avasculaire comme chez *Aphanius crassicaudus*. Cellularisation et vascularisation de l'os pachyostosé appa-

Figs 8-9. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Coupe transversale d'un parasphénoïde pachyostosé montrant la texture du tissu osseux. Echelle = 75 μm. Fig. 8. - Lumière normale transmise. On notera les nombreux canaux vasculaires (flèches) de diamètres variés et le faible développement du remaniement au voisinage du parasphénoïde initial (têtes de flèches). Fig. 9. - Même préparation en lumière polarisée. [Transverse section of a pachyostotic parasphenoid showing the texture of the bony tissue. Bar = 75 μm. Fig. 8. - Transmitted normal light. One can observe the numerous vascular canals (arrows) with different diameters and the weak development of remodelling near the parasphenoid initium (arrowheads). Fig. 9. - The same section in polarized light.]

Fig. 10. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Détail d'une coupe transversale d'un parasphénoïde pachyostosé montrant l'abondance et la forme variée des canaux vasculaires. Echelle = 50 μm. [Detail of a transverse section of a pachyostotic parasphenoid showing the abundance and the various shapes of vascular canals. Bar = 50 μm.]



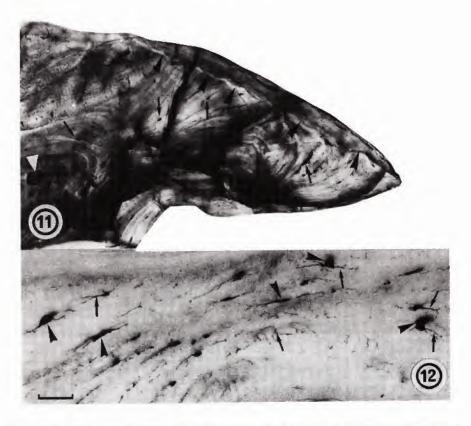


Fig. 11. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Coupe transversale d'un parasphénoïde non pachyostosé. On observera la quasi-absence de vascularisation (tête de flèche blanche), la présence d'une ligne cimentante de réversion (têtes de flèches noires) et des logettes ostéocytaires (flèches noires). Echelle = 50 μm. [Transverse section of a non-pachyostotic parasphenoid showing a scarce vascularization (white arrowhead), the presence of a reversal cementing line (black arrowheads) and osteocytic lacunae (black arrows). Bar = 50 μm.]

Fig. 12. - Sardina? crassa (Sauvage, 1873). Détail d'une coupe transversale d'un parasphénoïde pachyostosé montrant des logettes ostéocytaires (têtes de flèche) et leurs canaliculi (flèches) (Echelle = $25 \, \mu m$). [Detail of transverse section of a pachyostotic parasphenoid bone showing the osteocytic lacunae (arrow heads) and their canaliculi (arrows). Bar = $25 \, \mu m$.]

raissent donc comme des spécificités de Sardina? crassa. Si l'on se réfère à la signification fonctionnelle des différentes typologies osseuses (Francillon-Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991), l'absence de vascularisation (Aphanius et Gobius) et/ou son très faible développement (Gobius) est un argument en faveur d'une ostéogenèse relativement lente, plus lente que celle qui affecte le parasphénoïde de Sardina. En tout état de cause, les types osseux observés chez les trois espèces décrites dans ce travail militent en faveur de vitesses d'ostéogenèse très inférieures à celles qui interviennent chez les grandes espèces comme Trachurus (Desse et al., 1981) ou Pomadasys hasta (Meunier et Desse, 1994) où la pachyostose est constituée d'os très vascularisé. En effet, dans ces deux exemples, l'importante vascularisation associée, de plus, à un remaniement important

peut être interprétée comme indiquant une intense activité ostéogénitrice (Francillon-Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991).

D'autres cas de pachyostose sont connus chez des Téléostéens à os cellulaire, tout particulièrement chez certains "silures" de la famille des Ariidae appartenant au genre Bagre (Cooke, 1993; Béarez et Meunier, obs. non publiées) mais aucune étude histologique n'a encore été publiée pour ces animaux. Un autre cas est cité pour des rayons de nageoire de truite arc-en-ciel (McCrimmon et Bidgood, 1965), mais l'observation des documents publiés par ces auteurs montre qu'il s'agit probablement d'une sorte de cal osseux consécutif à une fracture plutôt que d'une excroissance hyperostosique.

Reste la question des causes qui ont conduit au développement d'une pachyostose chez Sardina ? crassa. Les hyperostoses ont longtemps été considérées comme limitées à des espèces relativement évoluées (Acanthopterygii), pourvues d'os acellulaire et, de plus, vivant en milieu marin (Tiffany et al., 1980; Desse et al., 1981; Meunier et Desse, 1986). Pour ce qui concerne ce dernier facteur, à notre connaissance, aucun cas n'a encore été décrit chez des espèces actuelles vivant en eau douce (ou saumâtre) et appartenant à des taxa par ailleurs fortement affectés par ce phénomène comme les Sciaenidae et les Carangidae, familles typiquement marines qui possèdent des formes dulcaquicoles. L'association "tissu osseux acellulaire" (c'est-à-dire caractéristique d'une espèce évoluée; Meunier, 1987; Meunier et Huysseune, 1992) et "milieu marin" paraissait être l'une des principales clés pour aider à la compréhension de l'étiologie des hyperostoses chez les Téléostéens (Meunier et Desse, 1986). La grande nouveauté avec Sardina? crassa est, en quelque sorte, le développement d'une pachyostose chez une espèce à os cellulaire située très bas dans la phylogénie des Téléostéens (Nelson, 1994). Si l'on ajoute à cette constatation la présence de pachyostoses chez les Ariidae (Cooke, 1993; Béarez et Meunier, obs. non publiées) et chez les Muraenesocidae (Smith-Vaniz et al., 1995), deux familles regroupant des poissons marins ayant de l'os cellulaire, il apparaît donc que le phénomène est plus largement répandu qu'on ne le pensait.

Parmi les hypothèses étiologiques du développement des pachyostoses, les auteurs ont fait appel à des facteurs intrinsèques et extrinsèques variés (voir discussion dans Meunier et Desse, 1986). Dans la nature actuelle, les exemples de pachyostose se rencontrant principalement chez des espèces de grande taille, dont les individus ont une longueur standard supérieure à 200 mm, vieillissement et hydrodynamique sont les facteurs les plus souvent invoqués. En revanche, en ce qui concerne l'espèce fossile *Aphanius crassicaudus*, de taille inférieure à 90 mm, comme aucun cas n'est connu chez les espèces actuel-

Tableau I. - Types d'os pachyostosés observés chez les Téléostéens fossiles dans différents faciès du Messinien du bassin méditerranéen. (-/+: absence/présence de pachyostose). [Types of pachyostotic bones observed in the fossil teleosts from different facies of the Messinian in the Mediterranean basin. (-/+: absence/presence of pachyostotic bones).]. (1) Gaudant (1980). (2) Gaudant et al., (sous presse). (3) Gaudant (1979a). (4) Gaudant (1979a, 1979b); Meunier et Gaudant (1987). (5) Gaudant (1979b, 1981).

Faciès Espèces	Gypse (Crète occidentale)	Marnes évaporitiques (Cherasco, Sorbas)	Diatomites (Dj. Murdjadjo)	Organes affectés
Sardina (?) crassa (Sauvage)	_(1)		+ (2)	Neurocrâne
Aphanius crassicaudus (Agassiz)	+ (3)	+ (4)	_ (2)	Sq. crânien + post-crânien
Gobius ignotus Gaudant		+ (5)		Sq. crânien + post-crânien
Gobius aidouri Arambourg			+ (2)	Sq. crânien + post-crânien

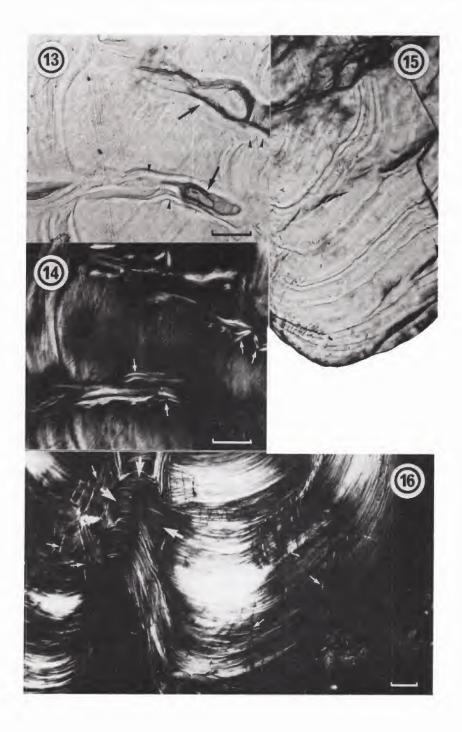
les du même genre, l'hypothèse de qualités particulières du milieu a été proposée comme possible agent de la pachyostose (Tableau I): milieu à salinité variable présentant de forts déséquilibres ioniques (Meunier et Gaudant, 1987). Le niveau fossilifère qui a livré les fossiles de Sardina ? crassa est de type évaporitique comme le suggère l'intercalation de lentilles dolomitiques. Mais il est intéressant de remarquer que ce gisement a aussi produit quatre autres espèces, une seule de celles-ci étant également affectée par un phénomène de pachyostose. Il s'agit de Gobius aïdouri, un représentant de la famille des Gobiidae dont les centra vertébraux sont spectaculairement épaissis, le crâne n'étant pas touché. Ce phénomène est analogue à celui qui a été signalé et figuré précédemment (Gaudant, 1981) chez les Gobiidae du Messinien évaporitique (marnes gypsifères) de Cherasco (Piémont, Italie). Il est particulièrement net chez certains individus du Djebel Murdjadjo considérés comme adultes ou subadultes, notamment sur le spécimen MNHN.P. - MAC 2_D dont la longueur standard atteint 85,5 mm. Toutefois, il est également visible sur un individu juvénile dont la longueur standard n'excède pas 28 mm. En revanche, aucun des six représentants de l'espèce Aphanius crassicaudus découverts dans le gisement nouveau du Djebel Murdjadjo ne présente le moindre indice de pachyostose alors que ce phénomène est très développé chez ceux des marnes évaporitiques messiniennes d'Italie et d'Espagne (Gaudant, 1979a,b; Meunier et Gaudant, 1987). En faveur du rôle probablement joué par des facteurs chimiques rappelons le résultat des travaux effectués sur les hyperostoses des phosphorites pliocènes de Tanzanie (Schlüter et al., 1992). Elles se sont probablement développées sur des animaux qui vivaient dans un milieu lacustre présentant des conditions hydrochimiques extrêmes avec, notamment, des taux de fluor élevés; c'est cet élément qui est considéré par ces auteurs comme le facteur responsable du développement de la pachyostose mais ils ne précisent pas leur conception des mécanismes mis en jeu.

Le nombre d'exemples décrits d'excroissances osseuses chez les poissons est en augmentation constante et leur structure intime semble relativement uniforme au travers des taxa étudiés. Tout ceci nous conduit à penser qu'il existe une certaine homogénéité de réponse du tissu osseux par l'intermédiaire des structures périostiques (accélération des

Figs 13-14. - Gobius ignotus Gaudant, 1978. Coupe transversale d'une vertèbre pachyostosée montrant la texture du tissu osseux. Echelle = 50 µm. Fig. 13. - Lumière normale transmise. Le tissu osseux acellulaire compact est parcouru par quelques canaux vasculaires (flèches) avec un faible développement du remaniement sur leurs parois (têtes de flèches). Fig. 14. - Lumière polarisée confirmant la présence d'os secondaire (flèches blanches). [Transverse section in a pachyostotic vertebra showing the texture of the bony tissue. Bar = 50 µm. Fig. 13. - Transmitted normal light. The acellular compact bone is crossed by some vascular canals (arrows) that show weak development of remodelling in their lumen (arrowheads). Fig. 14. - Polarized light confirms the presence of secondary bone (white arrows).]

Fig. 15. - Gobius ignotus Gaudant, 1978. Coupe transversale d'une neurépine pachyostosée. L'os compact est acellulaire et, ici, avasculaire. Echelle = $50 \, \mu m$. [Transverse section in a pachyostotic neural spine showing acellular and, there, avascular compact bone. Bar = $50 \, \mu m$.]

Fig. 16. - Aphanius crassicaudus (Agassiz, 1832). Coupe transversale d'une neurépine pachyostosée montrant la texture du tissu osseux. Lumière polarisée. Le tissu osseux est acellulaire et avasculaire avec un faible développement du remaniement (grandes flèches blanches). L'os primaire renferme de nombreuses fibres de Sharpey (petites flèches blanches), à la différence de l'os secondaire. Echelle = 50 μm. [Transverse section in a pachyostotic neural spine showing the texture of the bony tissue. Polarized light. The bony tissue is acellular and avascular and shows a weak development of remodelling (large white arrows). Primary bone shows numerous Sharpey's fibres (small white arrows), which are lacking in secondary bone. Bar = 50 μm.]



processus d'ostéogenèse conduisant au gonflement des pièces osseuses) à des facteurs causaux probablement d'origine variée comme le montrent, non seulement, les nombreuses hypothèses rencontrées dans la littérature (Chabanaud, 1926; Desse et al., 1981; Meunier et Desse, 1986; Gauldie et Czochanska, 1990; Schlüter et al., 1992) mais aussi la variété des situations. Ce sont ces facteurs (stress?) qu'il faut essayer de déterminer et dont il faut décrire les effets sur l'ostéogenèse pour apprécier les diverses voies étiologiques des pachyostoses. Tous les cas pourraient être possibles entre une pathologie aux conséquences léthales (?) en apparence limitées et se manifestant de façon exceptionnelle et un "état physiologique normal" (déterminismes génétique et épigénétique de la pachyostose?) conduisant au développement obligatoire de ces formations (voir Breder, 1952).

REFERENCES

- BHATT Y.M. & N.N. MURTI, 1960. Hyperostosis in Trichiurus haumela (Forskal). J. Univ. Bombay, 28: 84-89.
- BOUJARD T. & F.J. MEUNIER, 1991. Croissance de l'épine pectorale, histologie osseuse et dimorphisme sexuel chez l'atipa, Hoplosternum littorale Hancock, 1828 (Callichthyidae, Siluriforme). Cybium, 15: 55-68.
- BREDER C.H., 1952. The problem of directives to cellular proliferation as illustrated by ontogenetic processes in certain fishes. *Growth*, 16: 189-198.
- CHABANAUD P., 1926. Fréquence, symétrie et constance spécifiques d'hyperostoses externes chez divers poissons de la famille des Sciaenidés. C. R. Acad. Sci., 182: 1647-1649.
- COOKE R., 1993. The past and present distribution of sea catfishes (Ariidae) in a small estuarine embayment in Panama: relevance to precolumbian fishing practices. In: Explotación de Recursos Faunísticas en Sistemas adaptativos Americanos (Lanata J.L., ed.). Arqueol. Contemp., 4: 57-74.
- DESSE G., MEUNIER F.J., PERON M. & J. LAROCHE, 1981. Hyperostose vertébrale chez l'animal. Rhumatologie, 33: 105-119.
- DRIESCH A. (von den), 1994. Hyperostoses in fish. In: Fish Exploitation in the Past, Proc. 7th Meet. ICAZ Fish Remains Working Group (W. Van Neer, ed.). Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Zool., 274: 47-53.
- FIERSTINE H.L., 1968. Swollen dorsal fin elements in living and fossil Caranx (Teleostei: Carangidae). County Mus. Contrib. Sci. Los Angeles, 137: 1-10.
- FRANCILLON-VIEILLOT H., BUFFRENIL V. de, CASTANET J., GERAUDIE J., MEUNIER F.J., SIRE J.Y., ZYLBERBERG L. & A. de RICQLES, 1990. Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues, pp. 471-530. In: Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends, vol. I (Carter J.G., ed.). Van Nostrand Reinhold, New York.
- GAUDANT J., 1979a. "Pachylebias" crassicaudus (Agassiz) (Poisson téléostéen, Cyprinodontiforme), un constituant majeur de l'ichthyofaune du Messinien supérieur du bassin méditerranéen. Geobios, 12: 47-73.
- GAUDANT J., 1979b. Cherasco (Piémont): un nouveau gisement de poissons fossiles du Messinien continental d'Italie. Geobios, 12: 113-121.
- GAUDANT J., 1980. Sur la présence d'Alosa crassa Sauvage (Poissons téléostéens, Clupeidae) dans les gypses messiniens de Crète occidentale. Proc. K. Nederl. Akad. Wetensch., (B), 83: 263-268
- GAUDANT J., 1981. L'ichthyofaune du Messinien continental d'Italie septentrionale et sa signification géodynamique. Palaeontographica, (A), 172: 72-102.
- GAUDANT J., SAINT-MARTIN J.P., BESSEDIK M., MANSOUR B. & P. MOISSETTE, 1996. -Découverte d'une frayère de poissons téléostéens dans des diatomites messiniennes du Djebel Murdjadjo (environs d'Oran, Algérie). J. Afr. Earth Sci. (Sous presse).

- GAULDIE R.W. & Z. CZOCHANSKA, 1990. Hyperostosic bones from the New Zealand snapper Chrysophrys auratus (Sparidae). Fish. Bull., 88: 201-206.
- KONNERTH A., 1966. Tilly bones. Oceanus, 12: 6-9.
- KORSCHELT E., 1940. Über Besonderheit im Aufbau des Knochenfischskeletts. Z. wiss. Zool., 152: 507-546.
- KÖSTLER M., 1882. Die Knochenverdickungen am Skelett von Knochenfischen. Z. wiss. Zool., 37: 427-456.
- MCCRIMMON H.R. & B. BIDGOOD, 1965. Abnormal vertebrae in the rainbow trout with particular reference to electrofishing. Trans. Fish. Soc., 94: 84-88.
- MEUNIER F.J., 1987. Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Ostéichthyens: les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. Ann. Biol., 26: 201-233.
- MEUNIER F.J. & G. DESSE, 1986. Les hyperostoses chez les Téléostéens: description, histologie et problèmes étiologiques. *Ichthyophysiol. Acta*, 10: 130-141.
- MEUNIER F.J. & J. DESSE, 1994. Histological structure of hyperostosic cranial remains of Pomadasys hasta (Osteichthyes, Perciformes, Haemulidae) from archeological sites of the Arabian Gulf and the Indian Ocean. In: Fish Exploitation in the Past. Proc. 7th Meet. ICAZ Fish Remains Working Group (Van Neer W., ed.). Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sci. Zool., 274: 47-53.
- MEUNIER F.J. & J. GAUDANT, 1987. Sur un cas de pachyostose chez un poisson du Miocène terminal du bassin méditerranéen, *Aphanius crassicaudus* (Agassiz), (Teleostei, Cyprinodontidae). C. R. Acad. Sci., 305(II): 925-928.
- MEUNIER F.J. & A. HUYSSEUNE, 1992. The concept of bone tissue in Osteichthyes. *Neth. J. Zool.*, 42: 445-458.
- MOSS M., 1961. Studies of the acellular bone of teleost fish. I- Morphological and systematic variations. Acta Anat., 46: 343-362.
- NELSON J., 1994. Fishes of the World. 3rd ed., 600 p., John Wiley & Sons, New York.
- RICQLES A. de, MEUNIER F.J., CASTANET J. & H. FRANCILLON-VIEILLOT, 1991. Comparative microstructure of bone. *In:* Bone, vol. 3 (Hall B.K., ed.). CRC Press Boca Raton.
- SCHLÜTER T., KOHRING R. & J. MEHL, 1992. Hyperostotic fish bones ("Tilly bones") from presumably pliocene phosphorites of the Lake Manyara area, northern Tanzania. *Paläont. Z.*, 66: 129-136.
- SMITH-VANIZ W.F., KAUFMAN L.S. & J. GLOVACKI, 1995. Species-specific patterns of hyperostosis in marine teleost fishes. Mar. Biol., 121: 573-580.
- SWIFT C. & E. WING, 1968. Fossil bony fishes from Florida. Plast. Jack., 7: 1-10.
- TIFFANY W.J., PELHAM R.E. & F.W. HOWELL, 1980. Hyperostosis in Florida fossil fishes. Florida Sci., 43: 44-49.
- TYLER J.C., PURDY R.W. & K.H. OLIVER, 1992. A new species of Sphoeroides pufferfish (Teleostei: Tetraodontidae) with extensive hyperostosis from the Pliocene of North Carolina. Proc. Biol. Soc. Wash., 105: 462-482.

Reçu le 25.09.1995.

Accepté pour publication le 05.02.1996.